

Les Gamasides (Acari) des nids de la forme fouisseuse du campagnol terrestre *Arvicola terrestris* L.

par

J.-P. AIROLDI *, L. SOLOMON ** et A.-V. DUCA **

Avec 10 figures

ABSTRACT

Gamasid mites (Acari) in the nests of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris* L. — A total number of 37'288 mites were collected through the Berlese technique from 63 *Arvicola terrestris* L. nests in 13 localities in Switzerland, at altitudes ranging between 420 and 1780 m, from the following habitats: pastures, mountain meadows, orchards and lowland hayfields. The acarocenosis was dominated by Gamasids (88.5%) among which 55 species could be identified. The most common were: *Androlaelaps fahrenheitzi* (59.9% of the total of mites and found in 48 nests), *Hirstionyssus isabellinus* (9.0%; 45), *Haemogamasus nidi* (7.6%; 47), *Laelaps stabularis* (4.4%; 41), *Garmania hypudaei* (3.0%; 24), *Hypoaspis heselhausi* (1.9%; 9), *Alliphis siculus* (0.9%; 21), *Haemogamasus hirsutus* (0.7%; 12), *Macrocheles decoloratus* (0.3%; 17), *Laelaps muris* (0.3%; 18) and *Parasitus remberti* (0.2%; 20). All the other species amounted to less than 0.1% each, and were found in 6 or less nests. A comparison with *Microtus arvalis*, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus* and *Talpa europaea*, based on literature data, is given. The number of Gamasids correlated strongly with the dry weight of the nest material, but not with its volume, and with the number of species. A negative correlation was found with the equitability (Shannon's H over H_{max}); this index was high in spring and summer and lowest in winter and in hayfields; it was also higher in meadows, pastures and orchards than in hayfields. In the seasonal dynamics, *A.f.* (adults and preadult stages) had a maximum in winter; *H.i.* (mostly adults) showed a peak in the spring and the fall; *H.n.* (all stages) was abundant in the fall and winter; the other species had their maximum in the fall, with the exception of *A.s.* which had its maximum in the winter. Average numbers, constancy and dominance of the 13 more

* BES Biologie, Université de Berne, G. Wokerstr. 5, 3012 Berne (Suisse).

** Laboratorul de Zoologie, Universitatea «Al. I. Cuza», IASI, Roumanie.

abundant species were combined to express their ecological significance, which enabled to characterize each locality and season. Similarity indices (Jaccard, Gower) showed a clear association between the 4 most abundant species. The first two factors of a correspondence analysis accounted for 48.7% of the total variation and separate the localities fairly well. Factor 2 is strongly associated with *H.i.*, a species mostly found in deep nests from an orchard.

As the nests were not collected at all localities throughout the year, our conclusions concerning seasonal trends, differences between localities, effects of altitude or vegetation, should be taken with caution.

1. INTRODUCTION

Il existe de nombreux travaux sur les acariens parasites et commensaux des petits mammifères. Citons pour les Arvicolidés qu'on trouve aussi en Suisse, les études de l'acarocénose des nids de *Clethrionomys glareolus* (MRČIAK *et al.* 1966; DANIEL 1972; DANIEL & HOLUBICKOVA 1972; VYSOTSKAYA 1974, VYSOCKAJA *et al.* 1976; SADEKOVA 1976; GOLOVACH 1981 et 1982; SHCHUR & GOLOVACH 1981 et 1982; ARZAMAZOV *et al.* 1982; CHIKILEVSKAYA & BALAGINA 1982, BOGDANOV 1983), de *Microtus arvalis* (MRČIAK *et al.* 1966; ARZAMASAW *et al.* 1974; VOLYANSKII 1974; SADEKOVA 1976; VYSOTSKAYA 1978; DYUSEMBAEV 1980; CHIKILEVSKAYA & BALAGINA 1982), et de *Pitymys subterraneus* (MRČIAK *et al.* 1966). Aucune étude de ce genre n'existe à notre connaissance pour la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* L.) qui vit en Suisse au nord des Alpes. Les travaux de BREGETOVA & KOLPAKOVA (1952) et de ZAPLETAL (1960) concernent des formes aquatiques. Signalons les travaux de MRČIAK *et al.* (1966), de MRČIAK & TOVORNIK (1966) et de LUNDQVIST (1974) sur les Gamasides des nids de *Talpa europaea* L. qui présentent un intérêt du fait qu'*Arvicola terrestris* peut occuper des terriers creusés par cette espèce (FRITSCHY & MEYLAN 1980).

Dans le cadre d'une étude sur la structure du terrier d'*Arvicola terrestris* (AIROLDI 1976), les Arthropodes se trouvant dans les nids ont été extraits et font l'objet du présent travail.

Le nid des micromammifères représente un environnement particulier non seulement pour ces derniers, mais également pour de nombreux invertébrés, principalement des Arthropodes qui l'occupent, soit pour des raisons alimentaires (espèces parasites, copro-, sapro-, mycét- et phytophages, ainsi que leurs prédateurs), soit que le microclimat du nid leur convienne (Daniel, 1970). La présence de l'occupant principal dans son nid et ses activités, telles que l'élevage des jeunes, l'excrétion d'urine et de fèces, les restes alimentaires en décomposition, constituent les facteurs biotiques principaux. Les facteurs abiotiques les plus importants sont la température et l'humidité à proximité immédiate du nid ainsi que ses propriétés isolantes. La température et l'humidité relative présentent des fluctuations plus faibles dans les nids qu'à l'extérieur de ceux-ci et déterminent ainsi un environnement favorable pour les nombreux parasites s'y trouvant (DANIEL 1969, 1970, 1975). La température joue un rôle important dans leur développement (LOBBES & SCHOTTEN 1980; CICOLANI 1983), tout comme l'humidité relative (KOZLOVA 1983) et la nourriture (REITBLAT *et al.* 1978; LOBBES & SCHOTTEN 1980). Pour RADOVSKI (1969, 1985), l'association au nid des Gamasides constitue un stade précédant le parasitisme et y conduisant. Récemment, un certain nombre de synthèses ont été publiées, notamment en ce qui concerne les interactions entre Arthropodes et Mammifères, ainsi que leur évolution (KIM

1985; TIMM & CLAUSON 1985). RADOVSKY (1985) traite plus particulièrement des Méso-stigmates, dont font partie les Gamasides, et discute de leurs diversité, distribution, phylogénie, stratégie, évolution et adaptations.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les localités d'où proviennent les terriers sur lesquels nous nous sommes basés dans le présent travail sont données au Tableau 1. Les types de végétation ont été définis de la manière suivante:

- a) pâturages: éventail d'espèces végétales assez grand sur sols généralement maigres et peu fertiles;
- b) prairies de montagne: nombre d'espèces plus réduit et sols plus fertiles; généralement 3 fauches par an;
- c) prairies grasses: grand nombre de graminées; plusieurs fauches par an; engraissement artificiel;
- d) petit verger de pommiers à Gollion; grande plantation de pruniers à Cortaillod.

L'emplacement des localités est indiqué à la Figure 1. Par rapport à l'étude de AIROLDI (1976), 7 nouveaux terriers ont été inclus (n^{os} 37-43) et des terriers partiellement excavés seulement ($\times 1$ à $\times 7$), renfermant au moins 1 nid ont pu être retenus. Deux terriers ne renfermaient pas de nids (n^{os} 31 et 34) et certains nids, soit ne contenaient pas d'acariens (n^{os} 5, 7, 9, 14, 17, 26, 39, 44 et 64), soit n'ont pas pu être analysés (n^{os} 67-74, 77, 78, 81). De ce fait, seuls 63 nids, provenant de 43 terriers différents furent finalement analysés. Dans les analyses par localités, Bassins et Mont-la-Ville ont été inclus à Saint-George, ainsi que Prangins et Gilly à Changins. Le Tableau 2 donne la liste des espèces inventoriées, basée sur la classification de EVANS & TILL (1979) pour les familles et de KARG (1971) pour les genres. Les espèces trouvées chez *Microtus arvalis*, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus* et *Talpa europaea* d'après les données de la littérature y sont également indiquées. Au Tableau 3 figurent les effectifs des 13 espèces les plus fréquentes de Gamasides, les nombres totaux des autres Gamasides (espèces + genres) et autres Acariens, ainsi que le volume et le poids (matière sèche) de chaque nid. Les nids ont été prélevés lors de l'excavation des terriers et conservés dans des sachets en plastique afin de garder leur degré d'humidité lors du transport. Ils furent ensuite placés dans un appareil de Berlese (KARG 1971) pour en extraire la faune. Toutes les extractions se sont faites dans les mêmes conditions et les animaux extraits ont été conservés dans de l'alcool éthylique à 70%. Le temps entre le prélèvement du nid et le début de l'extraction a été variable: de 1-2 heures à un jour. Pour la détermination, les Acariens ont été placés sur des lames en verre et clarifiés à l'acide lactique à froid, de quelques jours à quelques semaines, ou à chaud, en fonction du degré de chitinisisation. Une partie du matériel a fait l'objet de préparations durables selon la méthode de Faure-Berlese. Tous les spécimens ont été conservés à l'alcool 70%, séparément par espèce pour chaque nid, et se trouvent au Laboratorul de Zoologie, Universitatea «Al. I. Cuza» à Iasi (Roumanie).

Divers indices et coefficients ont été calculés et nous avons procédé aux analyses statistiques dont nous donnons le détail ci-dessous:

- 1) indices de diversité et de régularité: la diversité a été calculée au moyen de la formule de Shannon-Weaver:

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i, \text{ où } p_i \text{ est la fréquence de l'espèce } i \text{ dans l'échantillon (ici la faune d'un nid) et } s \text{ est le nombre d'espèces. } H \text{ est maximal lorsque toutes les espèces}$$

TABLEAU 1.

Liste des localités. 1: lettres désignant les localités (voir Figures 1, 2, 6 et 8); 2: numéros des terriers; 3: lieux-dits et/ou communes; 4: cantons (NE: Neuchâtel, VD: Vaud, VS: Valais); 5: altitudes; 6: types de végétation (a: pâturages, b: prairies de montagne, c: prairies grasses, d: vergers); 7: date(s) de prélèvement; 8: numéros des nids; 9: nombres d'occupants du terrier.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
A	1	La Chaumette, Bassins	VD	960	a	17+18.5.73	1	4
A	2	La Chaumette, Bassins	VD	960	a	22.5.73	2	1
B	3	La St-George, St-George	VD	1090	a	27+28.9+1.10.73	3-5	2
B	4	La St-George, St-George	VD	1090	a	28.9+1.10.73	6-7	2
B	5	La St-George, St-George	VD	1090	a	2.10.73	8-10	3
B	6	La St-George, St-George	VD	1080	a	6-13.11.73	11	3
C	7	Col du Mollendruz, Mont-la-Ville	VD	1180	a	25.5.73	12	1
C	8	Col du Mollendruz, Mont-la-Ville	VD	1180	a	29+30.5.73	13-14	7
D	9	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	18.7.73	15	6
D	10	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	19.7.73	16-18	2
D	X1	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	31.7.73	19	?
D	11	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	1.8.73	20	2
D	12	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	10.8.73	21	2
D	13	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	10+11.10.73	22	2
D	14	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	10+11.10.73	23	4
D	X2	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080	b	10.10.73	24	?
E	15	Prévondavaux, St-Oyens	VD	740	c	9.10.73	25	2
F	X3	Changins	VD	440	c	1.7.73	26	?
F	16	Changins	VD	440	c	1.7.73	27-28	2
F	17	Changins	VD	440	c	3.7.73	29	2
F	18	Changins	VD	440	c	12.7.73	30	2
F	19	Changins	VD	440	c	19.11.73	31-32	2
G	20	Prangins	VD	420	c	26+27.2.74	33	4
H	21	La Pièce, Gilly	VD	440	c	22+23.1.74	34	2
I	22	Gollion	VD	520	d	13+16.7.73	35-39	7
J	23	Cortaillod	NE	440	d	6-8.6.73	40	6
J	24	Cortaillod	NE	440	d	6-8.6.73	41-44	5
J	25	Cortaillod	NE	440	d	6-8.6.73	45-47	8
J	X4	Cortaillod	NE	440	d	6-8.6.73	48	?
J	26	Cortaillod	NE	440	d	10.9.73	49-51	2
J	27	Cortaillod	NE	440	d	11.9.73	52	1
J	X5	Cortaillod	NE	440	d	4+5.10.73	53	?
J	X6	Cortaillod	NE	440	d	4+5.10.73	54	?
J	X7	Cortaillod	NE	440	d	4+5.10.73	55	?
J	28	Cortaillod	NE	440	d	5+6.10.73	56-57	3
J	29	Cortaillod	NE	440	d	30.10.73	58	3
J	30	Cortaillod	NE	440	d	30+31.10.73	-	1
J	31	Cortaillod	NE	440	d	31.10+1.11.73	59	2
K	32	Bretigny	VD	700	c	26+27.3.74	60-61	3
K	33	Bretigny	VD	700	c	27-29.3.74	62-64	7
K	34	Bretigny	VD	700	c	26.3.74	-	1
L	35	Bètre, Champéry	VS	910	b	14.6.73	65	5
M	36	Planachaux, Champéry	VS	1780	a	15.6.73	66	1
F	37	Changins	VD	440	c	27.11.74	67	2
F	38	Changins	VD	440	c	17.7.75	68	1
F	39	Changins	VD	440	c	9+10.9.75	69-71	6
F	40	Changins	VD	440	c	18.9.75	72-74	2
F	41	Changins	VD	440	c	30.10.75	75-77	3
F	42	Changins	VD	440	c	9.6.76	78-81	5
F	43	Changins	VD	440	c	15.7.76	82-83	2

	Nids	Espèces
A Bassins	2	8
B St-George	6	13
C Mont-la-Ville	2	6
D Cerneux-Péquignot	8	23
E St-Oyens	1	10
F Changins	12	16
G Prangins	1	9
H Gilly	1	12
I Gollion	3	8
J Cortaillod	19	21
K Bretigny	4	15
L Bètre	1	11
M Planachaux	1	5

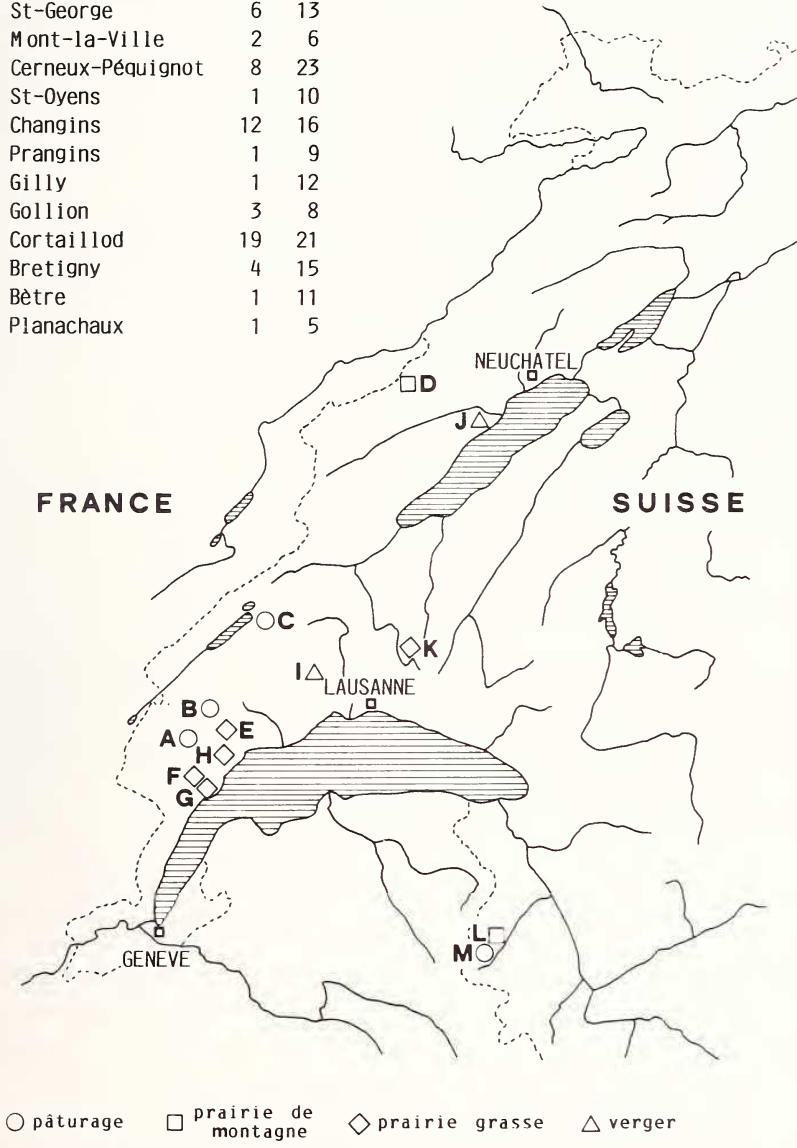


FIGURE I.

Localités de prélèvement des nids, types d'habitats, ainsi que nombres de nids analysés et d'espèces inventoriées.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. MACROCHELIDAE										
9	+	Macrocheles decoloratus	103	.28	17					
12	+	Macrocheles matrius	18	<.10	1					
		Macrocheles penicilliger	1	<.10	1					
	+	Macrocheles punctoscutatus	4	<.10	2	53				
	+	Macrocheles rotundiscutis	2	<.10	2	22/52				
	+	Macrocheles vagabundus	2	<.10	1	34				
		Macrocheles sp.	6	<.10	3					
2. EVIPHIDIDAE										
7	+	Alliphis siculus	318	.85	21					
3. PACHYLAELAPIDAE										
		Pachylaelaps imitans	1	<.10	1	61				
		Pachylaelaps sp.	4	<.10	2					
4. PHYTOSEIIDAE										
		Amblyseius bicaudus	1	<.10	1	34				
		Typhlodromus gracilentus	1	<.10	1	31				
5. AMEROSEIIDAE										
		Ameroseius corbiculus	2	<.10	2	25/34				
6. ASCIDAE										
5	+	Garmania hypudaei	1140	3.06	24					
	+	Garmaniella ornata	2	<.10	1	65				
13		Arctoseius bicuspidatus	14	<.10	6					
		Arctoseius minutus	2	<.10	1	20/29				
		Arctoseius sellnicki	2	<.10	1	47				
		Arctoseius venustus	2	<.10	1	15				
		Arctoseius sp.	14	<.10	2					
		Asca bicornis	1	<.10	1	63				
		Lasloseius paucisetosus	3	<.10	3	6/41/63				
		Leiloseius bicolor	1	<.10	1	31				
		Leiloseius minusculus	1	<.10	1	65				
7. LAELAPIDAE										
1	*	Androlaelaps fahrenheitsi	22332	59.89	48					
4	+	Eulaelaps stabularis	1623	4.35	41					
8	*	Haemogamasus hirsutus	260	.70	12					
	*	Haemogamasus horridus	5	<.10	2	16/65				
	*	Haemogamasus ivanovi	1	<.10	1	66				
3	*	Haemogamasus nidii	2831	7.59	47					
	*	Hirstionyssus eusoricis	1	<.10	1	15				
2	*	Hirstionyssus isabellinus	3336	8.95	45					
		Hypoaspis aculeifer	2	<.10	1	36				
6		Hypoaspis heselhausi	688	1.85	9					
		Hypoaspis minutissima	3	<.10	1	65				
		Hypoaspis vacua	1	<.10	1	15				
10	*	Laelaps muris	122	.33	18					
	*	Myonyssus decumani	1	<.10	1	34				
8. DIGAMASELLIDAE										
		Dendrolaelaps brevipilis	1	<.10	1	6				
		Dendrolaelaps stammeri	1	<.10	1	63				
		Dendrolaelaps zwoelferi	1	<.10	1	34				
		Dendrolaelaps sp.	3	<.10	2					
9. PARASITIDAE										
		Holoparasitus excipuliger	1	<.10	1	56				
		Parasitus berlesii	1	<.10	1	29				
		Parasitus ignotus	3	<.10	1	18				
		Parasitus niveus	4	<.10	1	1				
		Parasitus oudemansi	1	<.10	1	22				
11		Parasitus remberti	77	<.21	20					
		Parasitus talparum	3	<.10	1	65				
		Parasitus sp.	21	<.10	8					
		Pergamasus celticus	1	<.10	1	22				
		Pergamasus distinctus	1	<.10	1	20				
		Pergamasus misellus	1	<.10	1	47				
		Pergamasus quisquiliarum	1	<.10	1	47				
		Pergamasus septentrionalis	1	<.10	1	49				
		Pergamasus wasmanni	1	<.10	1	24				
		Pergamasus sp.	10	<.10	5					
10. RHODACARIDAE										
	+	Cyrtolaelaps mucronatus	8	<.10	2	20/34				
	+	Euryparasitus emarginatus	8	<.10	2	16/66				
		Rhodacarus agrestis	1	<.10	1	61				
		Rhodacarellus silesiacus	1	<.10	1	31				
AUTRES ACARIENS :			4286	11.49						

sont en nombre égal, c'est-à-dire que $H_{\max} = \log_2 s$. La régularité est définie par: $R = H/H_{\max}$. Les valeurs de H et R ont été calculées pour tous les nids renfermant plus de 2 espèces et en tenant compte de l'ensemble des espèces de Gamasides inventoriées ($n = 55$).

- 2) indice d'abondance moyenne: $A_i = n_i/P$ où n_i est le nombre total d'une espèce i de Gamasides et P le nombre total de nids.
- 3) indice de constance: $C_i = p_i/P \times 100$ où p_i est le nombre de nids où l'espèce i est présente et P est le nombre total de nids. Cet indice correspond au F de DANIEL & HOLUBICKOVA (1972), mais exprimé en pour-cent.
- 4) indice de dominance: $D_i = n_i/N \times 100$, où n_i est le nombre total d'individus de l'espèce i et N le nombre total de Gamasides déterminés jusqu'à l'espèce.
- 5) indice de signification écologique: $W_i = C_i \times D_i/100$. Cet indice proposé par DZIUBA (1972) permet de combiner la constance (C) et la dominance (D) d'une espèce donnée et définir dans une certaine mesure son rôle écologique dans la communauté étudiée.
- 6) coefficients de similarité: un très grand nombre de coefficients de similarité ont été décrits et sont utilisés en écologie. LEGENDRE & LEGENDRE (1984) donnent une description des plus courants et discutent leurs propriétés. Notre choix s'est porté sur ceux de Soerensen, Jaccard, Rao et Russell, et Gower. Les trois premiers ne tiennent compte que de la présence ou de l'absence d'une espèce dans un relevé, alors que le quatrième prend en considération les effectifs pour chaque espèce. Nous avons fait abstraction des doubles absences, car l'absence simultanée dans deux relevés d'une ou plusieurs espèces ne peut pas être considérée comme une ressemblance. Ces quatre coefficients ont pour valeurs minimale et maximale 0.0 et 1.0 respectivement.
 - a) coefficient de Soerensen: $S_s = 2a/2a + b + c$. Ce coefficient exprime la proportion d'espèces en commun entre deux relevés X et Y .
 a : nombre d'espèces communes aux deux relevés X et Y
 b, c : nombres d'espèces trouvées seulement en X , respect. en Y
 - b) coefficients de Jaccard: $S_j = a/a + b + c$, et de Rao et Russell: $S_r = a/a + b + c + d$, où d égale le nombre d'espèces absentes de X et Y , le nombre total de comparaisons étant de $n = a + b + c + d$. La signification des symboles est la même que ci-dessus lorsqu'on compare les nids entre eux. Dans le cas d'une comparaison entre 2 espèces A et B , ces paramètres ont la signification suivante:
 a : nombre de nids renfermant les deux espèces
 b, c : nombre de nids n'ayant que A , respect. B
 d : nombre de nids n'ayant ni A , ni B

Le coefficient de Jaccard a été largement utilisé et se calcule facilement. Hubalek (1982) le considère comme tout à fait recommandable, parmi d'autres, au vu de ses propriétés intéressantes.

TABLEAU 2.

*Effectifs et pourcentages des Acariens trouvés dans les nids. Pour les Gamasides: 1: rang de l'espèce en fonction de son abondance; 2: * ectoparasites connus d'Arvicola terrestris (individus et nids), + espèces spécifiques du nid, rencontrées accidentellement sur l'hôte; 3: espèces; 4: effectifs totaux; 5: pourcentages par rapport au total des Acariens; 6: nombre de nids où l'espèce a été trouvée; 7: numéros des nids où l'espèce a été trouvée, sauf pour les espèces 1-13 qui figurent au Tableau 3; 8: Microtus arvalis; 9: Pitymys subterraneus; 10: Clethrionomys glareolus; 11: Talpa europaea. N: espèce trouvée dans le nid et 1 sur l'individu. (Données de la littérature pour ces 4 espèces).*

c) coefficient de Gower: $S_G = \frac{\sum_{i=1}^k w_i s_i}{\sum_{i=1}^k w_i}$. Lorsqu'une espèce i est commune aux deux relevés X et Y que l'on compare, $w_i = 1.0$ et $s_i = 1.0 - |x_i - y_i|/R_i$, où $x_i - y_i$ est la différence des effectifs de l'espèce i entre les relevés X et Y , R_i représente l'étendue des effectifs de l'espèce i , c'est-à-dire le maximum moins le minimum, pour l'ensemble des données, et k est le nombre de comparaisons effectuées. Lorsqu'une espèce n'est présente que dans l'un ou l'autre des relevés, $w = 1.0$ et $s = 0.0$. En cas d'absence dans les deux relevés, $w = 0.0$ et $s = 0.0$. LIM & KHOO (1985) ont étudié les propriétés de ce coefficient qui tend à surestimer les similarités faibles et sous-estimer les fortes. En posant $w = 1.0$ pour toutes les comparaisons, nous obtenons un coefficient de Gower qui est le pendant quantitatif de celui de Rao et Russell. Les données ont été transformées en logarithmes, $y_i = \log_{10}(x_i + 1)$, afin de normaliser leur distribution, et en pour-cent (effectif de chaque espèce d'un nid donné divisé par son total général).

Nous avons comparé au moyen des coefficients de Jaccard, Rao et Russel (espèces uniquement), et de Gower:

- les nids entre eux, en fonction des espèces qui s'y trouvent; dans ce cas, ils représentent les objets au sens de LEGENDRE & LEGENDRE (1984) et les espèces sont les descripteurs.
- les espèces entre elles, en fonction des nids où elles se trouvent; dans ce cas, elles représentent les objets et les nids sont les descripteurs.

Les calculs ont été effectués en ne tenant compte que des 13 espèces les plus fréquentes. Le groupement des objets (espèces ou nids) sous forme de dendrogrammes a été fait selon l'association moyenne («average linkage») du logiciel BMDP-1M, «cluster analysis», DIXON, 1983). Nous avons également utilisé le logiciel BMDP-2M pour regrouper les nids selon deux paramètres: χ^2 qui mesure la différence entre les distributions des fréquences de 2 objets ou clusters, et PHI^2 ($= \chi^2$ normalisé).

7) analyse factorielle des correspondances: ce type d'analyse permet de projeter simultanément dans un espace réduit, généralement à deux dimensions, des espèces et des échantillons (ici des nids). GAUCH (1982), LEGENDRE & LEGENDRE (1984), entre autres discutent des avantages et limites de cette méthode. Seules les 13 espèces les plus abondantes ont été prises en considération. Les nids n^{os} 18 et 36 n'ont pas été retenus, car ils ne renferment pas d'individus des espèces 1 à 13. Les nids n^{os} 31 et 76 ont été éliminés, car la forte proportion d'individus de l'espèce 10 provoquait une forte distorsion du nuage de points.

Les calculs pour l'analyse factorielle des correspondances ont été effectués à l'Université de Lausanne (programme CORRES) et les autres calculs furent réalisés au Centre de calcul de l'Université de Berne.

3. RÉSULTATS

3.1 Généralités

En tout, 37 288 Acariens ont été identifiés et les Gamasides, avec 55 espèces, représentent 88.51% du total; les effectifs pour chaque espèce sont reportés au Tableau 2. Dans les différentes analyses que nous avons effectuées, à l'exception de celles concernant la diversité spécifique des nids, nous n'avons tenu compte que des 13 espèces de Gamasides

les plus abondantes; celles-ci ont été trouvées dans 6 nids au moins et représentent 99.58% de l'ensemble des Gamasides; leurs effectifs figurent au Tableau 3.

Parmi les Gamasides, les espèces marquées d'un astérisque (n = 9) au Tableau 2 sont des ectoparasites connus d'*Arvicola terrestris* et des cohabitants de son nid; celles marquées d'une croix (n = 11) sont spécifiques du nid et rencontrées accidentellement sur l'hôte; enfin, les autres espèces sont des Gamasides libres du sol ou de la litière qui peuvent coloniser les nids de petits Rongeurs et d'Insectivores et y vivre (BREGETOVA & KOLPAKOVA, 1952; WILLMANN 1952; BREGETOVA 1956; STRANDTMANN & WHARTON 1958; ZAPLETAL 1960; SCHWEIZER 1961; MRČIAK & TOVORNIK 1966; MRČIAK *et al.* 1966; ROSICKY & MRČIAK 1967; EDLER 1969; KARG 1971; MRČIAK & BRELIH 1972; NEGOESCU 1976; GHILAROV & BREGETOVA 1977; MRČIAK 1979; AMBROS 1981; HAITLINGER 1983).

Au Tableau 2, les indications concernant les espèces également trouvées chez *Microtus arvalis*, *Pitymys subterraneus*, *Clethrionomys glareolus* et *Talpa europaea* sont basées sur les études de MAHNERT (1971), EDLER (1972 *a* et *b*), POVALISHINA (1975), HAITLINGER (1976 et 1982), MRČIAK (1977), KOCIANOVA (1980), SUCIU & TUTA (1981), ARZAMAZOV *et al.* (1982), AMBROS (1983, 1984*a*, *b*), ALBOV *et al.* (1984), TENORIO (1984), ainsi que BORISOVA & NAZAROVA (1986), en plus des travaux déjà cités précédemment. Parmi les espèces les plus abondantes, seules *Garmania hypudaei* et *Arctoseius bicuspidatus* furent trouvées uniquement chez *Arvicola terrestris* et *Alliphis siculus* n'est pas associé à *Talpa europaea*. Chez *Pitymys*, on peut noter l'absence de *A. siculus*, *Macrocheles decoloratus* et *Laelaps muris*. Le maximum d'espèces en commun avec *A. terrestris* (n = 25) s'observe pour *C. glareolus* et le minimum (n = 12) pour *P. subterraneus*. *C. glareolus* est cependant l'espèce la mieux étudiée. Les travaux sur les ectoparasites de *P. subterraneus* étant plutôt rares, il n'est pas impossible que des études complémentaires conduiraient à un nombre d'espèces en commun avec *A. terrestris* plus élevé que celui figurant au Tableau 2. *Parasitus niveus* et *P. talparum* sont les deux seules espèces communes uniquement à *Arvicola* et *Talpa*. Relevons encore que *Hyperlaelaps amphibius* est signalé chez les formes aquatiques d'*A. terrestris* par BREGETOVA & KOLPAKOVA (1952), ZAPLETAL (1960) et MRČIAK & TOVORNIK (1966), mais n'a pas été trouvé dans nos échantillons.

TABLEAU 4.

Corrélations entre effectifs de Gamasides, d'Acariens, volume, poids et profondeur des nids, nombre d'espèces, diversité et régularité. Entre (): nombres de nids considérés.

		D	E	F	G	H	I	J
Total Gamasides (log ₁₀)	C	.9783 * (63)	.2905 ° (60)	.4284 * (63)	.1836 (60)	.5996 * (63)	-.2102 (59)	-.6290 * (59)
Total Acariens (log ₁₀)	D		.3304 + (60)	.4014 + (63)	.2139 (60)	.6164 * (63)	-.1850 (59)	-.6181 * (59)
Volume du nid (log ₁₀)	E			.5074 * (60)	.8095 * (60)	.2501 (60)	-.0358 (56)	-.1804 (56)
Poids du nid (log ₁₀)	F				.2452 (60)	.4439 * (63)	.0540 (59)	-.1361 (59)
Profondeur du nid (log ₁₀)	G					.1610 (60)	.0148 (56)	-.0693 (56)
N total d'espèces	H						.4766 * (59)	-.0728 (59)
Diversité	I							.7854 * (59)
Régularité	J							

* p < 0.001
+ 0.001 < p < 0.01
° 0.01 < p < 0.05

Le nombre de Gamasides ainsi que le total d'Acariens par nid sont très variables, allant de 2 à 2873 ($\bar{x} = 523.8$; $s = 828.7$) et de 2 à 3019 ($\bar{x} = 591.9$; $s = 886.4$), respectivement.

Nous avons reporté au Tableau 4 les corrélations (r de Pearson) entre le nombre total de Gamasides, respectivement d'Acariens, et d'autres paramètres du nid, ainsi que le nombre total d'espèces, la diversité spécifique (indice de Shannon-Weaver) et la régularité. Les 5 premières variables n'étant pas distribuées normalement, nous avons procédé à une transformation logarithmique (\log_{10}) des données. Le nombre de Gamasides corrèle de manière hautement significative avec le total d'Acariens. Les totaux de Gamasides et d'Acariens corrèlent faiblement avec le volume des nids, mais fortement avec le poids de ceux-ci et le nombre d'espèces, ainsi qu'avec la régularité, mais de manière négative, ce qui indique que plus le nombre total de Gamasides ou d'Acariens est élevé, moins leur distribution en fonction des espèces est uniforme. Le volume et le poids corrèlent fortement, ce qui paraît logique, alors que la corrélation hautement significative du volume et de la profondeur est plus surprenante. Ce fait a été signalé auparavant (AIROLDI 1976), et interprété comme une adaptation aux conditions climatiques hivernales. En effet, les nids les plus profonds et les plus volumineux sont généralement situés en plaine, où en hiver, il n'y a que rarement une couche de neige isolant le sol contre le gel; cette hypothèse demande cependant à être vérifiée.

3.2 Diversité spécifique

Au total, 55 espèces de Gamasides ont été inventoriées. Le nombre moyen d'espèces par nid est de 5.79 ($s = 2.76$; $n = 63$; étendue: 1-12) et la répartition du nombre de nids en fonction du nombre d'espèces ne diffère pas significativement d'une distribution normale, avec toutefois un nombre de nids avec 2 espèces trois fois plus élevé que la valeur théorique.

Au total, 25 espèces ne sont représentées que par 1 seul individu, 8 par 2, 4 par 3 et 13 par plus de 10. Les études semblables à la nôtre pour d'autres espèces de petits mammifères sont plutôt rares et souvent il est difficile de connaître exactement le nombre de nids analysés et combien d'espèces ont été identifiées. A cela s'ajoutent parfois des problèmes de taxinomie (synonymie par ex.). CHIKILEVSKAYA & BALAGYNA (1982) ont trouvé 66 espèces de Gamasides dans 42 nids de *C. glareolus*, alors que pour la même espèce, DANIEL (1972) ne dénombre que 42 espèces dans 150 nids, et MRČIAK *et al.* (1966), 35 espèces dans 154 nids. Les chiffres correspondants pour *M. arvalis* sont les suivants: 31 espèces dans 39 nids (MRČIAK *et al.* 1966), 41 espèces dans 114 nids (VOLYANSKII 1974); pour *T. europaea*: 23 espèces dans 6 nids (MRČIAK *et al.* 1966) et 31 espèces dans 51 nids (LUNDQVIST 1974).

La moyenne des indices de diversité de chaque nid (indice de Shannon-Weaver) est de 1.3266 ($s = 0.6728$; $n = 59$; étendue: 0.018-2.573); nous n'avons pas tenu compte des nids avec une seule espèce (n^{os} 18 et 36) et de ceux avec deux espèces ne comprenant chacune qu'un seul individu (n^{os} 12 et 56). Comme l'indice de diversité corrèle fortement avec le nombre d'espèces (v. Tableau 4), il est préférable d'utiliser l'indice de régularité pour effectuer des comparaisons entre les différents nids. La moyenne des indices de régularité de chaque nid est de 0.5454 ($s = 0.2584$; $n = 59$; étendue: 0.009-1.000).

La Figure 2 présente la moyenne des indices de régularité et le nombre d'espèces en fonction des saisons et des localités. Le nombre d'espèces est pratiquement constant d'une saison à l'autre; en revanche, la régularité présente un maximum au printemps et en été, et un minimum en hiver. A Cortaillod, le maximum de régularité s'observe au printemps et en été, où le nombre d'espèces est le plus faible. La comparaison des différentes localités

montre un maximum du nombre d'espèces pour Changins (F-H), notamment en été, auquel correspond une faible régularité. Cela est dû au fort pourcentage de *Androlaelaps fahrenheitzi* qui représente 90.3% du total de Gamasides de cette localité. Ceci est également valable dans une large mesure pour Bretigny (K).

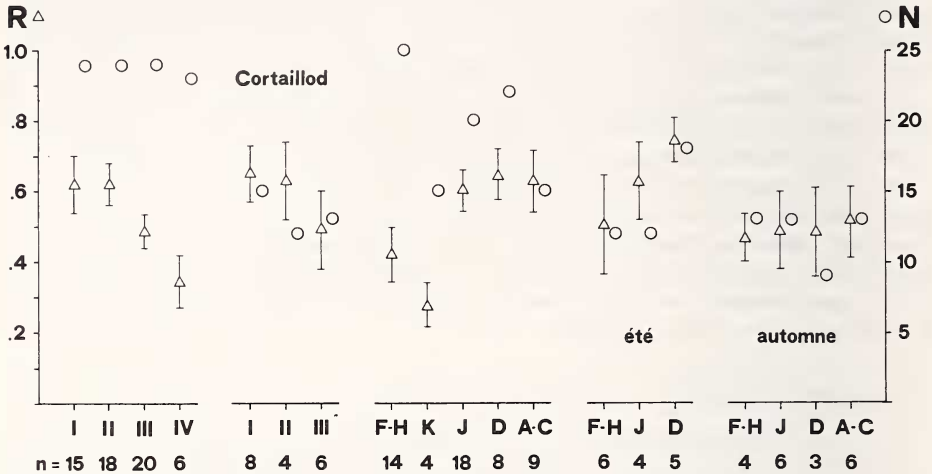


FIGURE 2.

Nombre d'espèces (N) et régularité moyenne (R) en fonction des saisons et des localités (n = nombre de nids). Pour la régularité, l'erreur standard est indiquée ($R + se$). I: printemps; II: été; III: automne; IV: hiver. Se référer à la Figure 1 et au Tableau 1 pour la signification des symboles des localités (A-K). Remarque: on n'a pas tenu compte des nids nos 12 (Mont-la-Ville, printemps) et 56 (Cortaillod, automne) vu les effectifs trop faibles.

Nous avons testé si la diversité, la régularité et le nombre d'espèces étaient plus semblables entre nids d'un même terrier qu'entre nids en général. Ceci correspond à une analyse de variance (ANOVA) de modèle II (SOKAL & ROHLF 1969). Sur les 37 terriers retenus pour cette analyse, 9 comprenaient deux nids, 6 trois nids et 2 quatre et cinq nids respectivement. De manière générale, la variabilité entre nids d'un même terrier est supérieure à celle observée entre nids de terriers différents, même si dans quelques cas les nids d'un même terrier ont des diversités très proches.

3.3 Espèces en commun

a) *entre saisons*: nous avons vu qu'au total 55 espèces différentes avaient été recensées. Les nombres d'espèces en commun sont les suivants: printemps-été: 14; été-automne: 15; automne-hiver: 13 et hiver-printemps: 12. Cela montre qu'environ la moitié des espèces (55.5%, indice de Soerensen exprimé en pour-cents) est commune à deux saisons consécutives, ce qui reflète bien la dynamique des espèces formant l'acarocénose. Il faut se garder cependant de vouloir tirer trop hâtivement des conclusions de ces observations, car pour chaque saison, nous disposons de nids provenant de localités et

d'altitudes différentes. De plus, nous ne tenons pas compte des effectifs des espèces, mais seulement de leur présence ou absence. Pour les nombreuses espèces représentées par un seul individu, leur présence ou absence d'un nid donné peut avoir un caractère aléatoire. Les résultats de Cortaillod indiquent une proportion d'espèces en commun entre saisons supérieure, voisine de 68%. Pour les 13 espèces les plus abondantes, le pourcentage d'espèces en commun entre les saisons est de 95.2% (91.7-100.0%). *Hypoaspis heselhausi* n'a pas été trouvé au printemps et en hiver, alors que *A. bicuspidadus* est absent des échantillons d'hiver.

b) *entre localités*: le pourcentage d'espèces communes entre les différentes localités est de 56.1% (43.2-72.2%). En effectuant les comparaisons au cours d'une même saison, on obtient des valeurs légèrement supérieures: 64.5% (60.0-66.7%) pour l'été et 62.0% (50.0-74.1%) pour l'automne. Les mêmes remarques que ci-dessus s'appliquent aussi ici. Pour les 13 espèces les plus abondantes, le pourcentage d'espèces en commun est de 89% (81.8-100.0%). Parmi celles-ci, certaines n'ont pas été trouvées dans une ou plusieurs localités: *H. heselhausi* à Bretigny et au Cerneux-Péquignot, *M. decoloratus* au Cerneux-Péquignot, *M. matrius* à Bretigny, au Cerneux-Péquignot et à Saint-George, enfin *L. muris* et *A. bicuspidadus* à Bretigny.

De manière générale, on peut dire qu'il y a un changement dans la composition de l'acarofaune au cours de l'année et que pour chaque localité il y a un certain nombre d'espèces caractéristiques et d'autres qu'on trouve également ailleurs. Ce sont avant tout les espèces aux effectifs les plus faibles qui sont responsables des différences du nombre d'espèces en commun entre saisons ou entre localités.

3.4 Fluctuations saisonnières

Il faut tenir compte dans l'interprétation des fluctuations saisonnières du fait que les nids échantillonnés au cours de l'année proviennent de localités différentes, situées à des altitudes allant de 440 à 1780 m. Les types de végétation sont en relation étroite avec l'altitude. En plaine, nous trouvons des prairies grasses et des vergers, en montagne des prairies permanentes sur les meilleurs sols et des pâturages sur sols maigres. Ainsi, la dynamique saisonnière ne sera pas forcément la même dans les différentes localités. Comme nous n'avons pas un nombre identique d'échantillons en fonction de la saison, de l'altitude et du type de végétation (v. Tableau 1), nous devons rester prudents quant aux conclusions que nous pouvons tirer de nos observations.

La Figure 3 indique les pourcentages des espèces les plus abondantes en fonction des saisons. *A. fahrenheitzi* représente de 56.2% (automne) à 88.3% (hiver) de l'ensemble des Gamasides. En automne, 6 espèces dépassent 5%, alors qu'en hiver, il n'y en a que deux. Ce fait est probablement en relation avec le nombre de localités échantillonnées. D'importantes différences existent entre localités; dans le cas de *A. fahrenheitzi*, nous n'avons trouvé aucun individu au Cerneux-Péquignot en automne, alors que cette espèce représentait 93.1 % en été à Changins.

La Figure 4 représente l'abondance moyenne, la constance, la dominance et la signification écologique des 13 espèces les plus communes en fonction des saisons. *A. fahrenheitzi* est l'espèce la plus abondante et cela en toutes saisons. Les mêmes remarques que ci-dessus concernant l'influence de l'altitude et du type de végétation s'appliquent ici.

La constance indique le pourcentage de nids où une espèce donnée est observée. *A. fahrenheitzi*, *Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus nidi* et *Eulaelaps stabularis* ont des constances proches ou supérieures à 75%. *Parasitus remberti* a été trouvé dans 62.5% des nids au printemps et *A. siculus* dans 83.3% des nids en hiver.

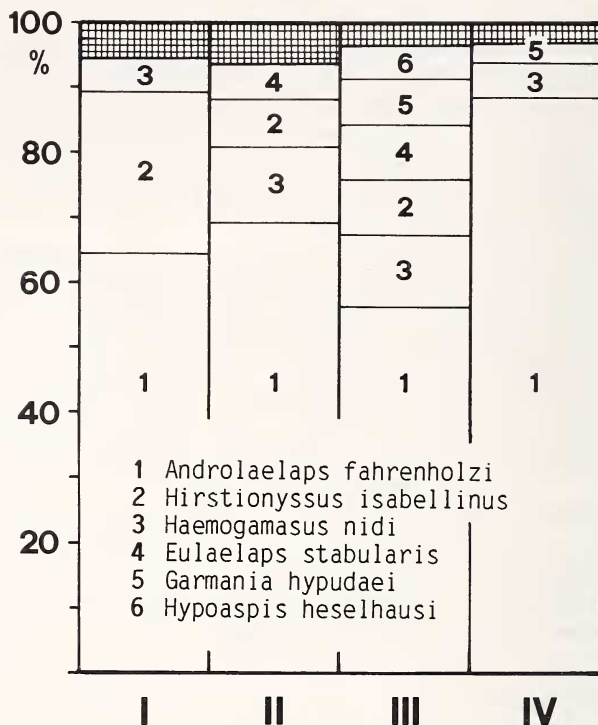


FIGURE 3.

Pourcentages des différentes espèces par rapport au total des Gamasides, en fonction des saisons. I: printemps; II: été; III: automne; IV: hiver. En hachuré: espèces dont la contribution est inférieure à 3 %.

La dominance représente le pourcentage d'une espèce donnée par rapport à l'ensemble des Gamasides. *A. fahrenheitzi* est l'espèce la plus dominante, suivie de *H. isabellinus* et *H. nidi*. En automne, *E. stabularis*, *G. hypudaei* et *H. heselhausi* présentent également des dominances relativement élevées.

La signification écologique est le produit de la constance par la dominance. *A. fahrenheitzi* présente la valeur la plus élevée pour ce paramètre, ce qui signifie que cette espèce est présente en grand nombre dans un fort pourcentage de nids. *H. isabellinus* et *H. nidi* atteignent également des valeurs relativement élevées.

Nous avons représenté à la Figure 5 l'abondance moyenne en fonction du sexe et des différents stades (deutonymphes, protonymphes et larves) au cours de l'année pour *A. fahrenheitzi* et *H. isabellinus*. La première espèce présente en hiver une moyenne élevée pour chaque catégorie, mais principalement les femelles et protonymphes. La forte proportion de stades préadultes indique une reproduction intense pendant cette période. Chez *H. isabellinus*, on observe deux maxima, l'un au printemps, l'autre en automne, dans les deux cas avec dominance de femelles. De manière générale, le nombre de femelles est toujours supérieur à celui des mâles (jusqu'à 30 fois pour *H. isabellinus* en automne) et les

S A I S O N S

ABONDANCE MOYENNE

- > 250
- 51 - 250
- 11 - 50
- ≤ 10
- espèce absente

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Printemps	●	●	·	·	·	-	·	·	·	·	·	·	·
Eté	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Automne	●	●	●	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Hiver	●	·	●	·	·	-	·	·	·	·	·	·	-
Total	●	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

- Printemps
- Eté
- Automne
- Hiver
- Total

CONSTANCE

- 75.1 - 100 %
- 50.1 - 75.0 %
- 25.1 - 50.0 %
- ≤ 25 %

●	●	●	●	·	-	·	·	·	·	·	●	·	·
●	●	●	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
●	●	●	●	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·
●	●	●	●	·	-	●	·	·	·	·	·	·	-
●	●	●	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

DOMINANCE

- > 50 %
- ◐ 25.1 - 50.0 %
- 10.1 - 25.0 %
- ◐ 5.1 - 10.0 %
- 1.1 - 5.0 %
- ≤ 1 %

●	●	◐	·	·	-	·	·	·	·	·	·	·	·
●	◐	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
●	◐	●	◐	◐	◐	·	·	·	·	·	·	·	·
●	·	◐	·	·	-	·	·	·	·	·	·	·	-
●	●	◐	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

SIGNIFICATION ECOLOGIQUE

●	●	·	·	·	-	·	·	·	·	·	·	·	·
◐	◐	◐	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
◐	◐	◐	◐	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
◐	·	◐	·	·	-	·	·	·	·	·	·	·	-
●	◐	◐	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

FIGURE 4.

Abondance moyenne, constance, dominance et signification écologique en fonction des saisons. Les nombres 1-13 représentent les espèces (v. légende du Tableau 3).

proportions des diverses catégories sont statistiquement différentes au cours des saisons ($p \leq 0.01$, test de χ^2 basé sur les effectifs bruts). Ces deux points sont également valables pour *H. nidi*, *E. stabularis*, *G. hypudaei* et *A. siculus*.

Pour KIM (1985), un sex-ratio différent de 1:1 peut s'expliquer par la technique de récolte, la saison, le climat, le type d'hôte, l'espèce d'ectoparasite en question, son comportement, sa densité, son état nutritionnel. Comme les femelles sont généralement plus grandes que les mâles, elles se font capturer plus facilement que ces derniers, qui sont plus agiles; de plus, elles ont tendance à vivre plus longtemps que les mâles.

3.5 Différences entre localités

La Figure 6 représente les pourcentages des espèces les plus abondantes pour les différentes localités. Les données de Prangins et Gilly ont été incluses à celles de Changins et celles de Bassins et Mont-la-Ville à celles de Saint-George. Nous n'avons pas tenu compte des nids suivants: n^{os} 28 (Changins), 47, 51, 55 et 56 (Cortailod) à cause de leurs effectifs très faibles.

A. fahrenheitzi est très abondant à Changins (F-H) et Bretigny (K) et pratiquement inexistant au Cerneux-Péquignot (D). *H. isabellinus* se trouve en grand nombre à Cortail-

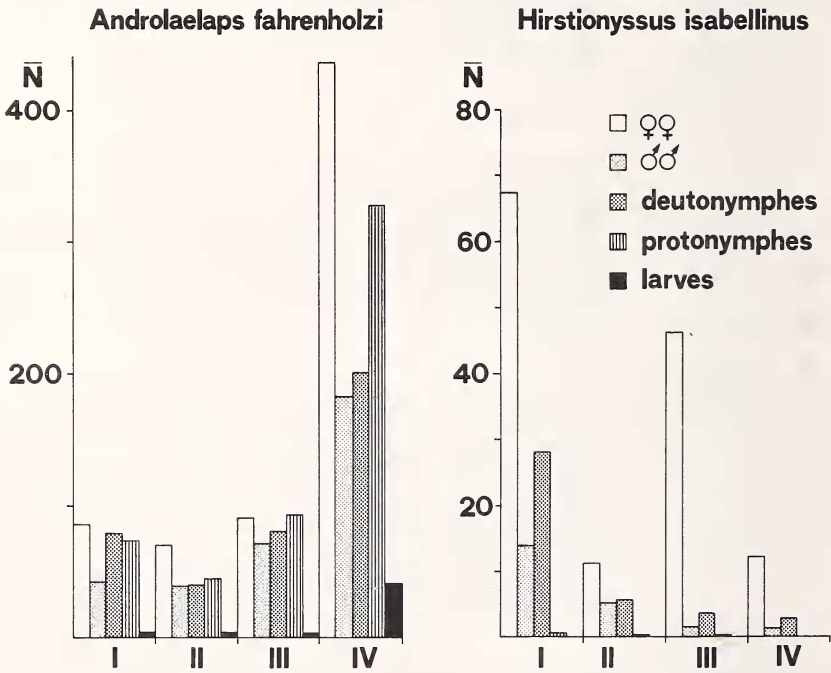


FIGURE 5.

Fluctuations saisonnières d'*Androlaelaps fahrenheitzi* et *Hirstionyssus isabellinus*, selon le sexe et les stades de développement. \bar{N} : moyenne basée sur l'ensemble des nids. I: printemps; II: été; III: automne; IV: hiver.

lod (J) et est typique pour cette localité, alors que *H. nidi* est abondant au Cerneux-Péquignot et caractérise cet endroit, avec *H. isabellinus* et *Haemogamasus hirsutus*. *E. stabularis* est relativement abondant au Cerneux-Péquignot, à Cortaillod et à Saint-George (A-C), avec des effectifs décroissant dans le même ordre. *G. hypudaei* n'est bien représenté qu'à Saint-George et au Cerneux-Péquignot et *H. heselhausi* caractérise la première de ces localités.

La Figure 7 représente l'abondance moyenne, la constance, la dominance et la signification écologique des 13 espèces les plus communes en fonction des localités. *A. fahrenheitzi* est très abondant à Changins, Bretigny et Saint-George, abondant, tout comme *H. isabellinus*, à Cortaillod, et rare au Cerneux-Péquignot. *H. nidi* est abondant à Bretigny et à Saint-George, mais là en compagnie de *E. stabularis*, *G. hypudaei* et *H. heselhausi*.

Au niveau de la constance, il y a des différences nettes entre les localités. A Changins, seul *A. fahrenheitzi* est eu-constant, *H. isabellinus*, *H. nidi*, *A. siculus*, *Laelaps muris* sont constants, mais uniquement en automne pour les deux dernières espèces. A Bretigny, Cortaillod et Saint-George, 4 espèces sont eu-constantes, *A. fahrenheitzi*, *H. isabellinus*,

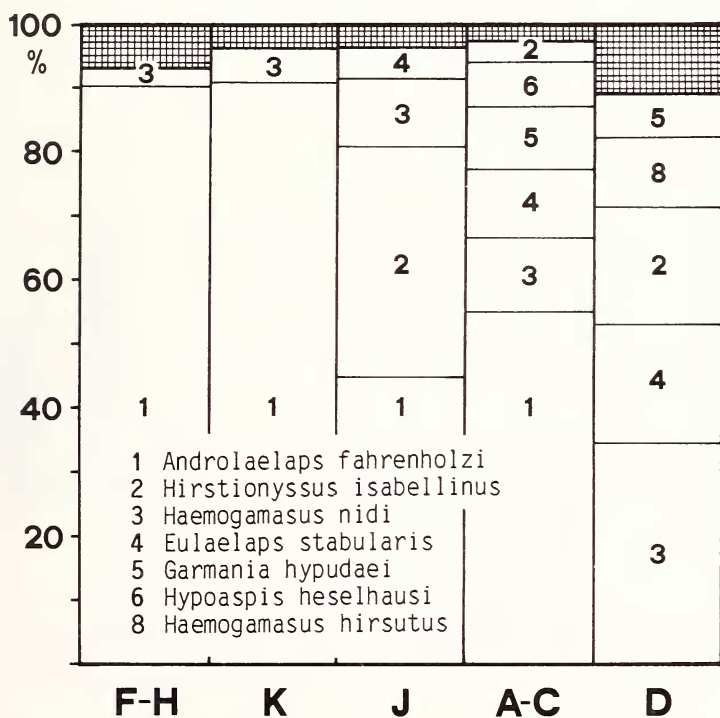


FIGURE 6.

Pourcentages des différentes espèces par rapport au total des Gamasides, en fonction des localités. Se référer à la Figure 1 et au Tableau 1 pour la signification des symboles des localités (A-K). En hachuré: espèces dont la contribution est inférieure à 3 %.

L O C A L I T E S

ABONDANCE MOYENNE

- > 250
- 51 - 250
- 11 - 50
- ≤ 10
- espèce absente

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Changins	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Bretigny	●	·	●	·	·	-	·	·	·	·	·	-	-
Cortailod	●	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Cerneux-Péquignot	·	·	·	·	·	-	·	·	-	·	·	-	·
St-George/Bassins	●	·	●	●	●	●	·	·	·	·	·	-	·

- Changins
- Bretigny
- Cortailod
- Cerneux-Péquignot
- St-George/Bassins

C O N S T A N C E

- 75.1 - 100 %
- 50.1 - 75.0 %
- 25.1 - 50.0 %
- ≤ 25 %

●	●	●	·	·	·	·	●	·	·	●	·	·	·
●	●	●	●	·	-	●	●	·	·	·	-	-	-
●	●	●	●	·	·	·	·	·	●	·	●	·	·
·	·	●	●	·	-	·	·	-	·	·	-	·	·
●	●	●	●	●	·	·	·	·	·	·	·	-	·

D O M I N A N C E

- > 50 %
- ◐ 25.1 - 50.0 %
- 10.1 - 25.0 %
- ◑ 5.1 - 10.0 %
- 1.1 - 5.0 %
- ≤ 1 %

●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
●	·	◐	·	·	-	·	·	·	·	·	-	-	-
◐	◐	●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	●	◐	●	◐	-	·	●	-	·	·	-	·	·
●	·	●	●	◐	◐	·	·	·	·	·	-	·	·

S I G N I F I C A T I O N E C O L O G I Q U E

●	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
●	·	◐	·	·	-	·	·	·	·	·	-	-	-
◐	◐	◐	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	◐	◐	●	·	-	·	·	-	·	·	-	·	·
●	·	◐	◐	◐	·	·	·	·	·	·	·	-	·

FIGURE 7.

Abondance moyenne, constance, dominance et signification écologique en fonction des localités. Les nombres 1-13 représentent les espèces (v. légende du Tableau 3).

H. nidi et *E. stabularis*, avec pour la première localité *A. siculus* comme espèce eu-constante additionnelle et *H. hirsutus* comme espèce constante; Cortailod a deux espèces constantes: *P. remberti* en été, *M. decoloratus* en automne, et Saint-George une seule: *G. hypudaei*. Le Cerneux-Péquignot n'a que deux espèces constantes: *H. nidi* et *E. stabularis*.

La dominance et la signification écologique présentent des images très semblables, mais on observe des différences importantes d'une localité à l'autre. A Changins, il n'y a qu'une espèce dominante, *A. fahrenholzi*, tout comme à Bretigny où *H. nidi* atteint toutefois une valeur relativement élevée. A Cortailod, *A. fahrenholzi* et *H. isabellinus* sont sous-dominants au printemps, *A. fahrenholzi* en automne et *H. nidi* est une espèce accompagnatrice en été seulement. Au Cerneux-Péquignot, *H. nidi* est sous-dominant en été, *H. isabellinus* et *E. stabularis* sont des espèces accompagnatrices en automne. Enfin, à Saint-George, *A. fahrenholzi* est dominant, alors que *H. nidi*, *E. stabularis* et *G. hypudaei* sont les espèces accompagnatrices.

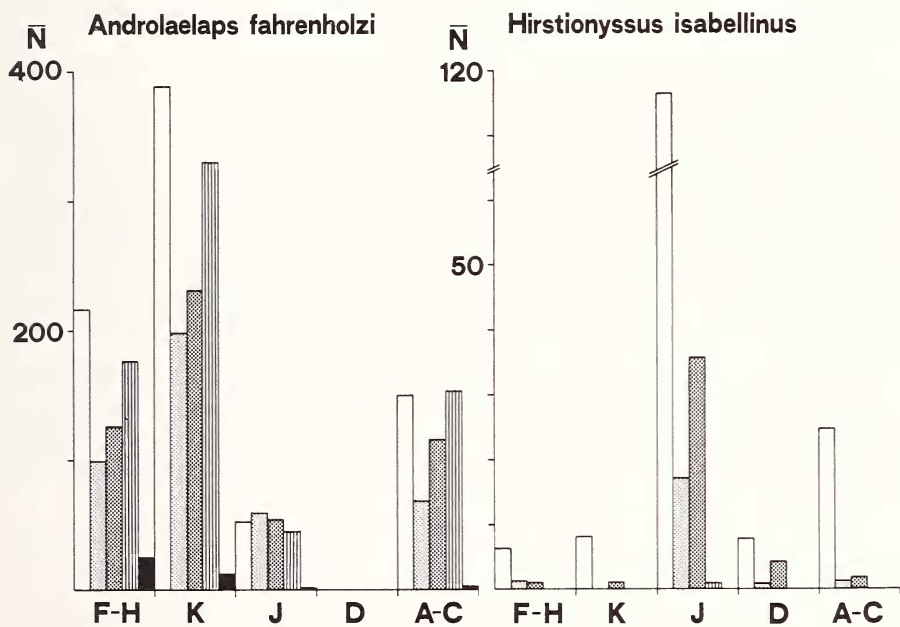


FIGURE 8.

Fluctuations en fonction des localités d'*Androlaelaps fahrenholzi* et *Hirstionyssus isabellinus*, selon le sexe et les stades de développement. \bar{N} : moyenne basée sur l'ensemble des nids de chaque localité. Se référer à la Figure 1 et au Tableau 1 pour la signification des symboles des localités (A-K).

La Figure 8 représente l'abondance moyenne en fonction du sexe et des différents stades (deutonymphes, protonymphes et larves) d'*A. fahrenholzi* et *H. isabellinus* pour chaque localité. La première espèce est abondante à Bretigny, Changins et Saint-George, par ordre décroissant, avec une prédominance de femelles par rapport aux autres catégories sauf à Saint-George où les protonymphes sont aussi nombreuses que les femelles.

H. isabellinus est l'espèce caractéristique de Cortaillod, dominée par les femelles. Les proportions des diverses catégories sont significativement différentes ($p \ll 0.01$, test de χ^2 sur les données brutes) entre les localités pour ces deux espèces, mais également pour *H. nidi*, *E. stabularis* et *H. heselhausi*. Le sex-ratio est toujours en faveur des femelles et leur nombre est plus de 20 fois supérieur à celui des mâles (764 femelles pour 35 mâles, ensemble des données) chez *G. hypudaei*; pour les autres espèces à effectifs supérieurs à 300 individus, il varie entre 1.8 (*A. fahrenheitzi*) et 7.5 (*H. isabellinus*).

3.6 Associations entre espèces

Nous avons utilisé les coefficients de similarité de Jaccard, de Rao et Russell, et de Gower pour exprimer le degré d'association entre les 13 espèces les plus abondantes.

La Figure 9 représente sous forme de dendrogramme les coefficients de similarité de Jaccard et de Gower (transformation \log_{10}) calculés pour les 13 espèces les plus fréquentes en tenant compte de 61 nids. On constate une forte liaison entre *H. nidi* et *E. stabularis* (espèces nos 3 et 4) qui forment un cluster auquel se joignent *H. isabellinus* et *A. fahrenheitzi*.

Nous avons également calculé les coefficients de similarité entre espèces, séparément pour chaque saison et chaque localité. De manière générale, les résultats sont très semblables, abstraction faite des valeurs absolues. Les valeurs les plus élevées sont observées pour le coefficient de Jaccard, et les plus faibles pour celui de Gower. Le coefficient de Jaccard donne une vision un peu optimiste de l'association entre deux espèces, étant donné qu'on ne tient pas compte de l'effectif. De plus, il peut arriver, lorsque le nombre de nids comparés est faible ($n < 20$), qu'on n'ait que deux espèces, mais se trouvant ensemble dans un même nid, ce qui conduit à un coefficient de 1.0. Cette situation s'est présentée à quelques reprises lors de l'analyse en fonction des saisons ou des localités. Dans ces cas, il est bon de pouvoir comparer les résultats à ceux obtenus au moyen des autres coefficients utilisés.

Au printemps et en été, l'association entre les espèces mentionnées ci-dessus est très semblable à celle illustrée par la Figure 9. En automne, *H. isabellinus* est davantage lié à *E. stabularis* que précédemment et *H. nidi*, *A. fahrenheitzi* et *G. hypudaei* s'y associent en ordre décroissant. *A. fahrenheitzi* et *H. nidi* sont fortement liés entre eux en hiver, ainsi qu'à *H. isabellinus*, *E. stabularis* et *A. siculus*, mais plus faiblement.

Pour les localités, les nombres de nids sur lesquels ont été faits les calculs sont plus faibles que pour l'analyse en fonction des saisons, à l'exception de l'hiver, et les relations entre les espèces apparaissent moins nettement. *A. fahrenheitzi* et *H. isabellinus* sont associés à Changins (Jaccard, Rao et Russell), ainsi que *H. nidi* et *E. stabularis*, mais plus faiblement. A Bretigny, on note une association entre *A. fahrenheitzi*, *H. isabellinus*, *H. nidi*, *E. stabularis*, *A. siculus*, *H. hirsutus* et *P. remberti*. Les situations de Cortaillod et Saint-George sont semblables à celle illustrée à la Figure 9. La seule association nette au Cerneux-Péquignot s'observe entre *H. nidi* et *E. stabularis*.

3.7 Relations entre nids

Les nids ont été comparés au moyen des coefficients de Jaccard et de Gower (uniquement transformation \log_{10} des données), ainsi que des paramètres χ^2 et PHI^2 (voir 2.6c). Aucun groupement logique en fonction des saisons, des localités, de l'altitude ou du type de végétation n'a pu être mis en évidence, probablement parce que les différences entre nids sont trop grandes.

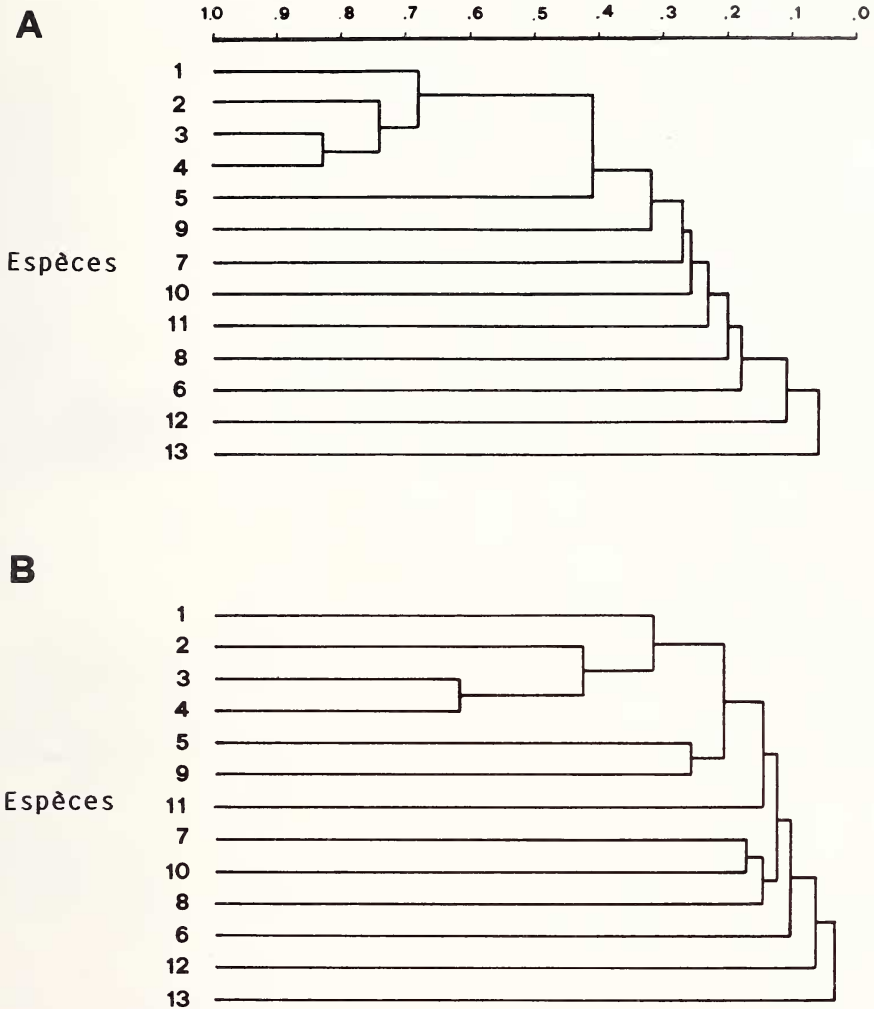


FIGURE 9.

Dendrogramme représentant l'association (liens moyens) des 13 espèces les plus communes, calculée au moyen des coefficients de Jaccard (A) et de Gower (B) pour l'ensemble des nids ($n=61$). Les nombres 1-13 représentent les espèces (v. légende du Tableau 3).

Il nous a paru intéressant de comparer les nids d'un même terrier. L'hypothèse nulle est qu'il doit y avoir davantage de ressemblance entre eux qu'avec des nids quelconques. Un total de 9 terriers comprenant deux nids et 3 terriers avec 3 nids ont été retenus pour cette analyse. Le coefficient de Jaccard ainsi que celui de Gower ont été comparés à la distribution de l'ensemble des coefficients résultant de la comparaison de ce nid à tous les autres. De manière générale, les nids d'un même terrier ont une similarité plus grande que la moyenne générale, avec toutefois quelques exceptions.

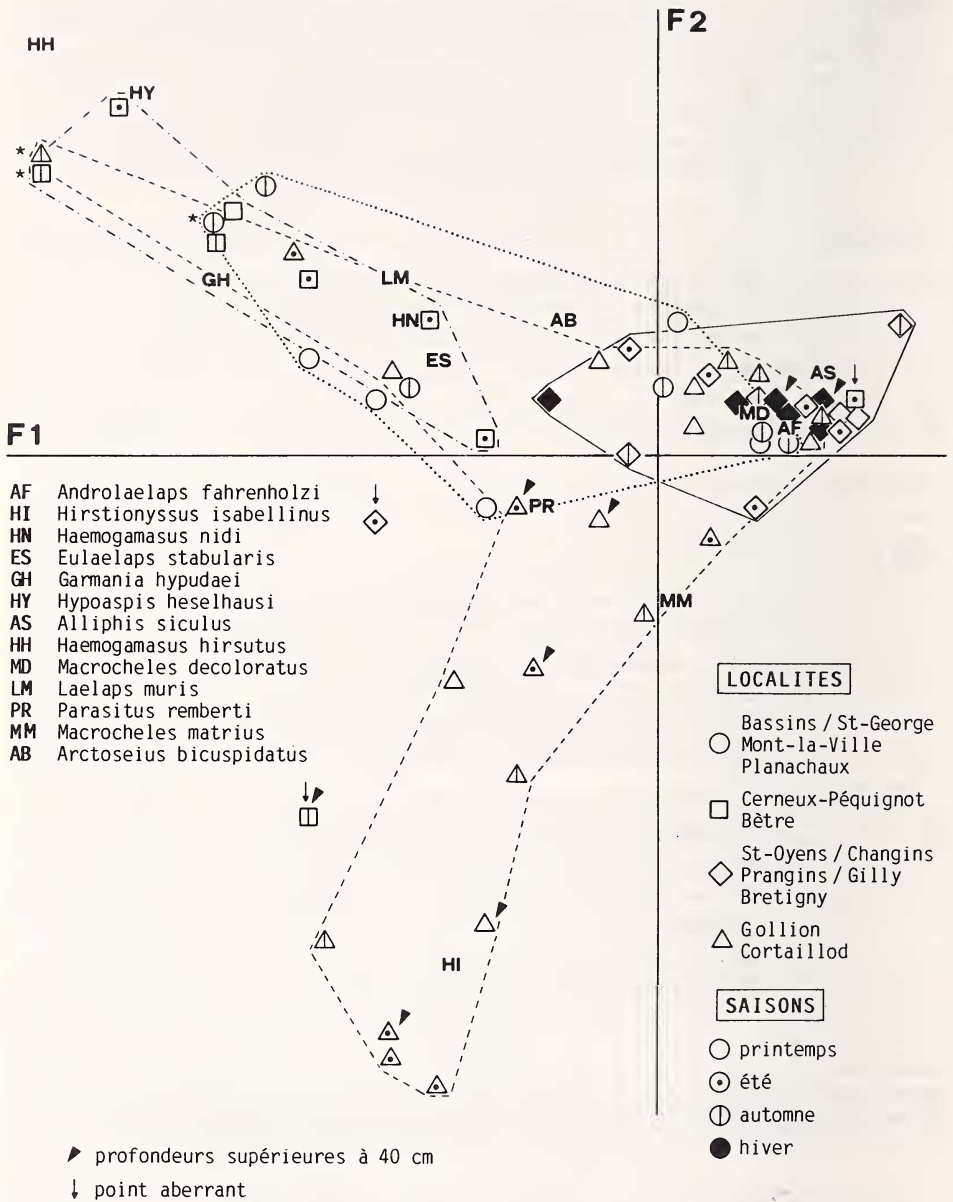


FIGURE 10.

Analyse factorielle des correspondances: projection des espèces et nids sur les deux premiers facteurs.
 (*: points situés à l'arrière-plan en fonction du 3^e facteur).

3.8 Relations nids-espèces

Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur 59 nids (voir remarque sous 2.7). Les 3 premiers facteurs représentent une variance totale de 62.8% et peuvent être interprétés écologiquement. Nous avons représenté à la Figure 10, les 59 nids et 13 espèces en fonction des facteurs 1 et 2. Le premier facteur (26.2% de la variance totale) oppose *A. fahrenheiti* à d'autres espèces numériquement importantes comme *H. nidi*, *E. stabularis*, *G. hypudaei*, *H. heselhausi* et *H. hirsutus*. Cela se traduit par la discrimination nette des localités dominées par *A. fahrenheiti* (Changins, Prangins, Gilly, Saint-Oyens, Bretigny) de celle où cette espèce est absente ou peu abondante (Cerneux-Péquignot). Saint-George occupe une position intermédiaire, alors que les nids de Cortaillod se répartissent sur l'ensemble de l'étendue du facteur 1. Le deuxième facteur (22.5%) est dominé nettement par *H. isabellinus* et caractérise les nids profonds de Cortaillod. Le troisième facteur (14.1%) est caractérisé par *G. hypudaei* qui présente, ainsi que les nids n^{os} 10, 23 et 56 des valeurs fortement négatives pour ce facteur. De ce fait, ils seraient situés à l'arrière-plan des autres points de la Figure 10 dans une représentation tridimensionnelle; nous les avons marqués d'un astérisque.

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les différentes méthodes d'analyse utilisées dans le présent travail nous ont permis d'explorer les données recueillies sur les Gamasides des nids de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris*, sous des aspects divers. Aucune méthode, cependant, ne peut prétendre offrir une image globale et exhaustive; chacune a ses caractéristiques propres, ses avantages, ses défauts, ses limites, ainsi que le montrent nos résultats.

Les acariens parasites vivant sur un hôte et dans son nid forment une communauté que ROSICKY & MRČIAK (1967) appellent acarinium. Celui-ci renferme des espèces hématophages, prédatrices, nécrophages, saprophages et autres, présentant divers types d'interactions entre elles et serait caractéristique pour des conditions microclimatiques données. Il dépend aussi bien de facteurs de l'environnement que de la bionomie et de l'éthologie de l'hôte et des parasites. On peut distinguer les parasites principaux, tel que *Laelaps muris* chez *A. terrestris*, d'espèces qui ne sont pas liées à un hôte précis, mais se rencontrent dans une zone donnée ou chez un groupe particulier, comme *Androlaelaps fahrenheiti*, *Eulaelaps stabularis* ou *Haemogamasus nidi*. On rencontre aussi des individus provenant accidentellement d'un autre acarinium, ainsi que des habitants du sol, de la litière, etc. Pour DANIEL & HOLUBICKOVA (1972) l'association entre deux espèces serait avant tout le reflet d'exigences écologiques semblables.

Il est intéressant de relever que dans notre étude nous n'avons pas trouvé de nids avec plus de 12 espèces, la moyenne étant voisine de 6. Il est cependant difficile de se prononcer sur le rôle de chacune d'entre elles, vu le peu de données disponibles au sujet de leur biologie. Sur les 55 espèces déterminées, seules 13 sont trouvées dans au moins 6 nids et ont de ce fait une importance écologique. DANIEL (1972) constate également que 13 des 42 espèces mises en évidence dans le nid de *Clethrionomys glareolus* sont associées d'une manière significative.

Plusieurs auteurs ont observé des fluctuations saisonnières, aussi bien du nombre d'espèces, que des effectifs (DANIEL 1970; EDLER 1972b; VOLYANSKI 1974; HAITLINGER 1976 et 1982; entre autres), avec un maximum en automne et/ou en hiver et généralement

une prédominance de femelles. Il n'est pas toujours facile de savoir dans quelle mesure les différences observées sont dues à l'échantillonnage (effort de récolte ou prélèvements provenant d'endroits différents au cours de l'année) ou au facteur saisonnier proprement dit. Ce dernier peut aussi jouer un rôle indirect en influençant le comportement de l'habitant du nid: augmentation de l'activité de foussement en automne, nombre d'habitants par terrier plus élevé à cette saison et promiscuité plus grande.

KOYUMDJEVA (1978, 1979) et KOCIANOVA (1981) font état de différences entre acarocénoses de petits mammifères en fonction de l'altitude. Etant donné que le type de végétation est lié à l'altitude, ces deux facteurs sont difficiles à dissocier. Nous avons pu mettre en évidence des différences aussi bien entre localités d'altitudes différentes (Cortailod et Cerneux-Péquignot) que d'altitudes comparables (Cerneux-Péquignot et Saint-George). Nous pensons que le couvert végétal joue un rôle non négligeable, ce qui apparaît lorsqu'on examine le nombre d'espèces et la régularité (Fig. 2), ainsi que les pourcentages des différentes espèces (Fig. 6) en fonction des localités. Changins (prairie grasse) a le maximum d'espèces, mais une régularité faible, alors que Saint-George (pâturage de montagne) a un nombre d'espèces relativement bas, mais une régularité élevée. Sans doute que les pratiques culturales sont également responsables, du moins en partie, de cette situation.

Les paramètres — abondance moyenne, constance, dominance et signification écologique — sont faciles à calculer et fournissent des indications utiles quant à la caractérisation des saisons ou des localités (Fig. 4 et 7). Toutes les espèces abondantes sont également constantes et dominantes, alors que la réciproque n'est pas vraie. En effet, une espèce donnée peut être peu abondante, mais constante (*A. siculus* à Bretigny en hiver), et/ou dominante (*H. nidi*, au Cerneux-Péquignot). La signification écologique résume assez bien les différents paramètres ci-dessus. Remarquons encore que les espèces nidicoles présentant les paramètres écologiques les plus élevés ne sont pas pour autant spécifiques d'un hôte donné, au contraire des ectoparasites au sens strict. On les trouve généralement dans la plupart des nids de petits rongeurs, ainsi que le relèvent différents auteurs (FEIDER *et al.* 1964; MRČIAK *et al.* 1966; SOLOMON 1967, 1970; entre autres).

Les comparaisons entre espèces effectuées au moyen des coefficients de similarité (Fig. 9) ne permettent pas de mettre en évidence des différences nettes entre localités ou entre saisons. De manière globale, 4 espèces sont fortement associées, que l'on tienne compte de leurs effectifs (coefficient de Gower) ou pas (coeff. de Jaccard); ce sont *A. fahrenheiti*, *H. isabellinus*, *H. nidi* et *E. stabularis*.

L'analyse factorielle des correspondances ou AFC (Fig. 10) fournit une image globale de nos données. Les différentes localités apparaissent de manière assez nette, mais aucune distinction entre les saisons n'est visible. L'intérêt principal de l'AFC dans notre cas fut la mise en évidence de la relation de *H. isabellinus* avec la profondeur du nid à Cortailod. Un inconvénient majeur de cette méthode découle cependant du fait que certains nids aux effectifs totaux faibles peuvent avoir une importance démesurée à cause d'une espèce bien représentée dans ce nid seulement (nids n^{os} 31 et 76, voir sous 2.7).

Rappelons encore une fois que nous n'avons pas récolté systématiquement des nids de différentes localités et types de végétation au cours de l'année. De ce fait, leur répartition en fonction des saisons, de l'altitude ou de la végétation est irrégulière, ce qui rend l'analyse et l'interprétation des données difficiles. Ce problème est inhérent à toute étude écologique du genre de celle-ci. D'une part, la récolte des ectoparasites des nids constitua une activité parallèle à l'étude plus générale sur les terriers du campagnol terrestre (AIROLDI 1976); d'autre part, nous n'avions pas au préalable d'idées très précises concernant les espèces qu'on allait rencontrer, les relations entre elles et leur répartition en fonc-

tion des différents facteurs. Ce n'est que maintenant, à la suite de nos observations et analyses que certains problèmes plus spécifiques pourraient être abordés.

Nos conclusions rejoignent celles de TIMM (1985), qui dans une revue des parasites des représentants américains du genre *Microtus*, constate que malgré le nombre de publications à ce sujet depuis le début de ce siècle (près de 500 articles), nos connaissances sur la biologie des parasites, notamment les acariens, sont encore assez fragmentaires et ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces. Les recherches futures devraient tenir compte de l'aspect coévolutif des différents phénomènes en jeu entre hôtes et parasites (spéciation, adaptations, entre autres). Il est également important de savoir dans quelle mesure les parasites interfèrent avec la biologie de l'hôte, modifient son comportement, perturbent son cycle reproducteur, et quel rôle ils jouent dans la dynamique des populations de ce dernier.

5. REMERCIEMENTS

La récolte du matériel faisant l'objet du présent travail eut lieu lors de l'engagement du premier auteur à la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins à Nyon (Suisse), et nous remercions M. A. Meylan, Service de zoologie des vertébrés, de son accueil.

Nos remerciements vont également à MM. Arditi et Genoud, Institut de Zoologie et Ecologie animale, Université de Lausanne, Lausanne (Suisse), pour leur collaboration dans l'utilisation du programme CORRES (analyse factorielle des correspondances).

BIBLIOGRAPHIE

- AIROLDI, J.-P. 1976. Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* Shaw) (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierk.* 41: 23-42.
- ALBOV, C. A., L. A. LAVRENKO & G. A. NIKOLAEVA. 1984. Autolabeling of gamasid mites and fleas from the nests of red-backed vole (*Clethrionomys glareolus*) in winter according to radioisotope labeling data. *Med. Parasitol. Parasit. Bolezni* 0 (4): 63-67. (In Russian, English summary)
- AMBROS, M. 1981. 3 species of mites (Acari, Mesostigmata) parasitizing small mammals in Hungary. *Parasitol. hung.* 14: 95-97.
- 1983. Die Milben (Acarina: Mesostigmata) der kleinen Erdsäugetiere des Virholat-Gebirges. *Zb. Vych. Muz. Kosic. Prir. Ved.* 23: 137-152. (In Slovak, German summary)
- 1984a. Milbenfauna (Acari: Mesostigmata) von Kleinsäugetern des Flachlands Zahorska Nizina und der Kleinen Karpaten. *Acta rer. natur. Mus. Natn. slov. Bratisl.* 30: 87-101 (In Slovak, German summary)
- 1984b. Mesostigmatic mites (Acarina) from small mammals in the Cergov Mountains (Western Carpathians, Czechoslovakia). *Misc. zool. hung.* 2: 35-38.
- ARZAMAZAW, I. Ts., L. I. KRAYEVSKAYA, A. G. LABYETSKAYA & A. S. SYRAMYATNIKAVA. 1974. Blood-sucking arthropods of myomorphs on drained swamps used for agricultural crops. *Vyesti Akad. Navuk BSSR, Ser. Bjal. Navuk* 6: 71-77. (In Belorussian, Russian summary) *Biol. Abstr.* 61 (1976): 4278

- ARZAMAZOV, I.T., A. G. LABETSKAYA & L. I. KRAEVSKAYA. 1982. Ectoparasites of mouse-like rodents in mixed forests of the central geobotanical subzone of the Belorussian SSR (USSR). *Vyestsi Akad. Navuk BSSR, Ser. Bial. Navuk* 0 (1): 108-110. (In Russian, English summary) *Biol. Abstr.* 76 (1983): 67007.
- BOGDANOV, I. I. 1983. Faunistic complexes of ticks and mites (Parasitiformes) and fleas (Siphonaptera) associated with voles of the genus *Clethrionomys* in Western Siberia. *Parazitologiya (Leningrad)* 17 (2): 140-148. (In Russian, English summary)
- BORISOVA V. I. & I. V. NAZAROVA. 1986. Gamasid mites of the common vole from the middle Volga Region. *Parazitologiya (Leningrad)* 20 (3): 208-213. (In Russian, English summary)
- BREGETOVA, N. G. 1956. Gamazovie klescei. *Akad. Nauk SSSR, Moskva*
- BREGETOVA, N. G. & S. A. KOLPAKOVA. 1952. Gamasid mites (Parasitiformes, Gamasoidea) parasites of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) and inhabitants of its nest in the Volga Delta. *Parazit. Sb.* 14: 55-70. (In Russian).
- CHIKILEVSKAYA, I. V. & N. S. BALAGINA. 1982. Gamasid mites in nests of mouse-like rodents of the central forest subzone vegetation of the Belorussian SSR (USSR). *Vyestsi Akad. Navuk BSSR, Ser. Bial. Navuk* 0 (1): 110-112. (In Russian, English summary) *Biol. Abstr.* 76 (1983): 67008
- CICOLANI, B. 1983. Effect of constant temperatures on duration of development from egg to adult, of the coprophilous macrochelids: *Macrocheles subbadius* and *Macrocheles vernalis* (Acarina: Mesostigmata). *Acarologia* 24 (2): 145-158.
- DANIEL, M. 1969. Nests of small terricolous mammals as the environment of nidicolous ectoparasites. *Folia Parasitol.* 16: 137-142.
- 1970. Effects of the microclimate on nest parasites of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in summer season. *Acta Sci. nat. Brno* 4 (2): 1-48.
- 1972. Interrelationships of mesostigmatic mites in the nests of *Clethrionomys glareolus*. *Proc. 3rd Int. Congr. Acarology, Prague*, pp. 765-770.
- 1975. Experimental studies on inhabitants of nests of small forest mammals. *Folia parasitol.* 22: 265-269.
- DANIEL, M. & B. HOLUBICKOVA. 1972. Interspecific relationships of Gamasid mites in the nests of *Clethrionomys glareolus*. *Folia parasitol.* 19: 67-86.
- DIXON, W. J. (Ed.) 1983. BMDP Statistical software. 1983 Printing with additions. *Univ. Calif. Press, Berkeley*.
- DYUSEMBAEV, E. V. 1980. Mites associated with the northern mole-vole (*Ellobius talpinus*) and common vole (*Microtus arvalis*). *Izv. Akad. Nauk Kaz. SSR. Ser. Biol.* 0 (1): 31-35. (In Russian), *Biol. Abstr.* 71 (1981): 65370.
- DZIUBA, S. 1972. A zoonotic description of salt-marsh mite communities (Acarina, Mesostigmata). *Ekol. Polska* 20 (50): 833-856.
- EDLER, A. 1969. Ectoparasitic mites (Acarina) from small mammals in central Sweden. *Ent. Tidskr.* 90 (3/4): 272-284.
- 1972a. Ectoparasitic mites (Acarina) from small mammals in southern Sweden. *Ent. Tidskr.* 93 (1-3): 100-112.
- 1972b. Infestation rate of gamasid mites on small mammals in northern Sweden. *Entomologica scand.* 3 (2): 139-144.

- EVANS, G. O. & W. M. TILL. 1979. Mesostigmatic mites of Britain and Ireland (Chelicerata: Acari-Parasitiformes). An introduction to their external morphology and classification. *Trans. zool. Soc. Lond.* 35 (2): 139-270.
- FEIDER, Z., L. SOLOMON, L. & M. HAMAR. 1964. Asupra unor caractere zoocenotice ale parazitofaunei acarienilor de pe rozatoare si micromamifere din R.P.R. *Anal. stiint. Univ. Al. I. Cuza, sect. II, T. X:* 77-91.
- FRITSCHY, J. M. & A. MEYLAN. 1980. Occupation d'un même terrier par *Talpa europaea* L. et *Arvicola terrestris scherman* (Shaw) (Mammalia). *Revue suisse Zool.* 87: 895-906.
- GAUCH, H. G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge Univ. Press.
- GHILAROV, M. S. & N. S. BREGETOVA. 1977. Handbook for the identification of soil inhabiting mites. Mesostigmata. Leningrad: Zool. Inst. Akad. Sci. USSR (In Russian)
- GOLOVACH, G. P. 1981. Structure of an arthropod complex in the nest of the European red-backed vole (*Clethrionomys glareolus*). *Vestn. Zool.* 1981 (3): 73-77. (In Russian, English summary)
- 1982. Ecological relations of invertebrates with nests of the common red-backed vole. *Parazitologiya (Leningrad)* 16 (2): 122-130. (In Russian, English summary)
- HAILINGER, R. 1976. Parasitological investigation of small mammals of Gory Sowie (Middle Sudetes). IV. Acarina (Mesostigmata). *Bull. ent. Pol.* 46: 771-821.
- 1982. Structure of arthropod community occurring on *Microtus arvalis* (Pall.) in various habitats. *Polish ecol. Stud.* 7 (2): 271-292.
- 1983. The mites (Acarina) of small mammals of the Pieniny Mts., Poland. *Acta zool. cracov.* 26 (11): 355-386.
- HUBALEK, Z. 1982. Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biol. Rev.* 57 (4): 669-689.
- KARG, W. 1971. Acari (Acarina), Milben. Unterordnung Anactinochaeta (Parasitiformes). Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben. Die Tierwelt Deutschlands. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KIM, K. C. 1985. Evolutionary relationships of parasitic Arthropods and Mammals. In: KIM, K. C. (Ed.) Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. *J. Wiley and Sons, New York*, pp. 3-82.
- KOCIANOVA, E. 1980. Acarofauna of small terrestrial mammals in the West Tatra (Rohace, Czechoslovakia). Part I. *Biologia (Bratislava)* 35: 567-575. (In Slovak, English summary)
- 1981. Acarofauna of small terrestrial mammals of the West Carpathians-Rohace. II. *Biologia (Bratislava)* 36: 107-113. (In Slovak, English summary)
- KOYUMDJEVA, M. 1978. Vertical distribution of Gamasid mites (Gamasoidea, Parasitiformes) found on small mammals in Bulgaria. *Acta zool. bulg.* 10: 46-56. (In Russian, English summary)
- 1979. Peculiarities of the distribution of Gamasoid mites (Gamasoidea, Parasitiformes) on small mammals (Insectivora and Rodentia) in Bulgaria. *Acta zool. bulg.* 13: 21-33. (In Russian, English summary)

- KOZLOVA, R. G. 1983. The effect of air humidity on *Haemogamasus nidi* (Gamasoidea, Haemogamasidae). *Parazitologiya (Leningrad)* 17 (4): 293-298. (In Russian, English summary).
- LEGENBRE, L. & P. LEGENBRE. 1984. Ecologie numérique. *Masson*.
- LIM, T. M. & H. W. KHOO. 1985. Sampling properties of Gower's general coefficient of similarity. *Ecology* 66 (5): 1682-1685.
- LOBBES, P. & C. SCHOTTEN. 1980. Capacities of increase of the soil mite, *Hypoaspis aculeifer* (Mesostigmata: Laelapidae). *Z. angew. Ent.* 90 (1): 9-22.
- LUNDQVIST, L. 1974. Gamasina mites (Acari, Parasitiformes) from nests of the mole, *Talpa europaea* L. *Entomologica scand.* 5 (1): 39-48.
- MAHNERT, V. 1971. Parasitologische Untersuchungen an alpinen Kleinsäugern: Parasitische Milben (Acari). *Revue suisse Zool.* 78 (4): 909-935.
- MRCIAK, M. 1977. Concerning the fauna of Acarina of small mammals in the region of the Zemplinska Sirava reservoir after its construction. *Acta Fac. rer. nat. Univ. Comeniana, Zool.* 22: 87-108. (In Slovak, English summary).
- 1979. Contribution to the knowledge of gamasid mites (Acari, Gamasoidea) of small mammals in Hungary. *Parasit. Hung.* 12: 99-104.
- MRCIAK, M. & S. BRELIH. 1972. To the fauna of mites (Gamasoidea-Parasitiformes) of small mammals in Yugoslavia. *Biologia (Bratislava)* 27 (5): 333-352.
- MRCIAK, M., M. DANIEL & B. ROSICKY. 1966. Parasites and nest inhabitants of small mammals in the western Carpathians. I. Mites of the superfamily Gamasoidea (Parasitiformes). *Acta Fac. rer. nat. Univ. Comeniana, Zool.* 13: 81-116.
- MRCIAK, M. & D. TOVORNIK. 1966. A contribution to the fauna of mites (Acari) from the territory of Slovenia (Yugoslavia). *Acta Fac. rer. nat. Univ. Comeniana, Zool.* 13: 117-139.
- NEGOESCU, I. 1976. Contribution to the knowledge of Gamasidae (Acari, Mesostigmata) parasites on small mammals in Romania. *Trav. Mus. Hist. Nat. «Grigore Antipa»* 17: 31-38.
- POVALISHINA, T. P. 1975. The ectoparasite fauna of *Clethrionomys glareolus* Schreb. *Problemy Parazyt.* 1975 (2): 109-110. (In Russian)
- RADOVSKY, F. J. 1969. Adaptive radiation in the parasitic Mesostigmata. *Acarologia* 11: 450-483.
- 1985. Evolution of mammalian Mesostigmate mites. In: KIM, K. C. (Ed.) *Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. J. Wiley and Sons, New York*, pp. 441-504.
- REITBLAT, A. G., N. P. KALMYKOVA & P. F. EMELYANOV. 1978. Feeding of gamasid mites (Parasitiformes, Gamasoidea) infesting the nests of the little suslik. *Zool. Zh.* 57 (11): 1732-1735. (In Russian, English summary).
- ROSICKY, B. & M. MRCIAK. 1967. The concept of the acarinium and the acarinia zones. *Folia parasitol.*: 14: 349-360.
- SADEKOWA, L. K. 1976. Gamasid mites from voles in the Tatar ASSR. *Parazitologiya (Leningrad)* 10 (3): 279-282. (In Russian, English summary).
- SCHWEIZER, J. 1961. Die Landmilben der Schweiz. *Denkschr. schweiz. naturf. Ges.* 84.
- SHCHUR, L. E. & G. P. GOLOVACH. 1981. Distribution of Acarid mites in group and single nests of *Clethrionomys glareolus* Schreb. *Vestnik Zool.* 1981 (2): 86-88. (In Russian).

- SHCHUR, L. E. & G. P. GOLOVACH. 1982. Acaroidea from the redbacked vole nests. *Vestnik Zool.* 0 (5): 9-12. (In Russian, English summary).
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. *W. H. Freeman and Company, San Francisco.*
- SOLOMON, L. 1967. Contribution à la connaissance de l'acaroparasitofaune des petits mammifères de Dobroudja. I. Note. *Trav. Mus. Hist. Nat. «Grigore Antipa»* 8: 671-692.
- 1970. Parazitofauna Gamasidelor de pe mamiferele mici si reptilele di Romania. *Thèse de doctorat*, 513 pp.
- STRANDTMANN, R. W. & G. H. WHARTON. 1958. A manual of Mesostigmatid mites parasitic on Vertebrates. *Contrib. No 4, Inst. of Acarology, Dept Zoology, University of Maryland, College Park, USA.*
- SUCIU, M. & A. TUTA. 1981. On some ectoparasites of *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* in the agrosystems of the Brasov depression. *Revue roum. Biol., Ser. Biol. Anim.*, 26 (2): 177-181.
- TENORIO, J. M. 1984. Catalog of the world *Echinonyssus* (= *Hirstionyssus*) (Acari: Laelapidae). *Int. J. Entomol.* 26 (2): 260-281.
- TIMM, R. M. 1985. Parasites. In: R. H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus. Spec. Publ. No. 8, Amer. Soc. Mammalogists*, 893 p., pp. 455-534.
- TIMM, R. M. & B. L. CLAUSON. 1985. Mammals as evolutionary partners. In: KIM, K. C. (Ed.) *Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. J. Wiley and Sons, New York*, pp. 100-154.
- VOLYANSKII, Yu. E. 1974. Seasonal variations in the number of gamasid mites in the nests of the vole, *Microtus arvalis* Pall. *Parazitologiya (Leningrad)* 8 (1): 12-14. (In Russian, English summary).
- VYSOTZKAJA, S. O. 1974. Biocenotic relationships between ectoparasites of the common red-backed vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., and inhabitants of its nests in the Transcarpathian region of the Ukraine. *Parazitol. Sb.* 26: 114-143. (In Russian, English summary).
- 1978. Analysis of biocenotic interrelations between ectoparasites and nest inhabitants of common vole (*Microtus arvalis* Pall.) in the east Carpathians. *Parazitol. Sb.* 28: 73-75. (In Russian).
- VYSOCKAJA, S. O., M. DANIEL & M. MRČIAK. 1976. Microbiocenosis of *Clethrionomys glareolus* nests in the east and west Carpathians. *Wiadom. Parazytol.* 22 (4-5): 407-412.
- WILLMANN, C. 1952. Parasitische Milben an Kleinsäugern. *Z. Parasitenk.* 15: 392-428.
- ZAPLETAL, M. 1960. Die Milben (Acari) der Bisamratte (*Ondatra zibethica*) und der Schermaus (*Arvicola terrestris*) in der Tschechoslovakei. *Zool. Listy* 1: 47-58. (In Czech, German summary)